

L'ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DES ASQUES ET DES ASCOSPORES DE L' *URNULA HELVELLOIDES* DONADINI, BERTHET et ASTIER ET LES CONCEPTS D'ASQUE SUBOPERCULÉ ET DE SARCOSOMATACEAE⁽¹⁾

A. BELLEMÈRE*, M.C. MALHERBE*, H. CHACUN*
et L.M. MELÉNDEZ-HOWELL**

* Laboratoire de Mycologie, ENS Lyon, Services de Saint-Cloud, F-92211 Saint-Cloud Cedex, France.

** CNRS. Laboratoire de Cryptogamie du Muséum d'Histoire Naturelle, 12 rue Buffon, 75005 Paris, France.

RÉSUMÉ - Le sub-opercule (ou sous-opercule) de l'asque est considéré ici comme la partie périoperculaire d'une différenciation persistante qui, dans la couche d, épaissie, de la paroi apicale de l'asque, affecte la sous-couche d₂. Les genres de Pézizales à asques suboperculés rangés jusqu'ici dans la famille des Sarcosomataceae (sensu Kobayasi) sont placés dans la famille des Sarcoscyphaceae Le Gal ex Eckblad, amendée en ce sens, et conservée dans les Pézizales. Les asques du genre type de la famille des Sarcosomataceae, *Sarcosoma*, ainsi que ceux des genres *Urnula* et *Plectania* ne sont pas suboperculés car l'épaississement apical de la couche d de leur paroi n'est pas subdivisé en deux sous-couches. La définition de cette famille doit donc aussi être amendée. L' *Urnula helvelloides* Donadini, Berthet et Astier a des asques operculés, dont, à l'apex, la couche d est non seulement épaissie mais subdivisée en deux sous-couches d₁ et d₂, comme chez le genre *Plectania*, dont il diffère cependant par ailleurs. Il est donc placé dans le genre nouveau *Donadinia* Bellemère et Meléndez-Howell. Celui-ci est rangé dans les Sarcosomataceae près du genre *Pseudoplectania* avec lequel il constitue une tribu distincte (Pseudoplectaniae). Le genre *Galiella* n'est pas une Sarcoscyphaceae, car il a des asques operculés. Ce n'est pas non plus une Sarcosomataceae s. stricto car la paroi amincie de l'apex de ses asques ne comporte pas de couche d.

ABSTRACT - The suboperculum is here envisaged as the periopercular part of a persisting differentiation which concerns the d₂ sublayer of the thickened d layer in the apical ascus wall. The genera of the Pezizales with suboperculate asci, previously placed in the Sarcosomataceae (sensu Kobayasi), are now integrated in the correlatively amended Sarcoscyphaceae Le Gal ex Eckblad which are maintained in the Pezi-

(1) Cet article est dédié au regretté J.C. DONADINI, mycologue éminent, qui nous avait fourni les échantillons frais de l' *Urnula helvelloides* à l'origine de ce travail.

zales. The definition of the Sarcosomataceae (as those of the genera *Urnula* and *Plectania*) has also to be amended because the asci of the type genus, *Sarcosoma*, are not suboperculate but are operculate with a thickened but not subdivided d layer at their apex. In *Urnula helvelloides* Donadini, Berthet et Astier, with operculate asci, the thickened apical d layer is subdivided at the operculum level into d_1 and d_2 sublayers as in the genus *Plectania* which, however, is different. So this species is placed in a new genus *Donadinia* Bellemère et Meléndez-Howell. The two genera *Pseudoplectania* and *Donadinia* are integrated into a separate tribe of the Sarcosomataceae the Pseudoplectaniace. The genus *Galiella* is neither a Sarcoscyphaceae nor a Sarcosomataceae s. stricto because the wall of its operculate asci becomes thinner at the apex and is entirely devoided of a d layer.

MOTS CLÉS : Pézizales, Sarcosomataceae, Sarcoscyphaceae, asque, opercule, sous-opercule, suboperculés, déhiscence, ascospores, parois.

L'*Urnula helvelloides* Donadini, Berthet et Astier, a été décrit initialement (1973) sur branches mortes d'If, au niveau de la litière, dans la hêtraie de la Sainte Baume (France, Var). Cette espèce a été ultérieurement transférée dans le genre *Plectania* par Donadini (1987b: 228). Le présent travail avait pour objectif initial d'apporter des précisions ultrastructurales sur les asques et les ascospores de cette espèce comparativement aux espèces types des genres *Plectania* et *Urnula*. Les résultats obtenus ont conduit à élargir les recherches à d'autres genres de la famille des Sarcosomataceae s.l. (Eriksson, 1984) pour lesquels du matériel était disponible.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'origine du matériel étudié est la suivante:

Urnula helvelloides Donadini, Berthet et Astier [= *Plectania helvelloides* (Donadini, Berthet et Astier) Donadini]. Récolté par J.C. Donadini, dans son jardin à la Penne sur Iluveaune (France, près de Marseille), où il était parvenu à naturaliser la souche provenant de la récolte de la Sainte Baume sur *Taxus baccata* (Donadini et al., 1973).

Plectania melastoma (Sow.) Fuck. Récolté par Dumée, juin 1891, Meaux. Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, Herbier Boudier.

Urnula craterium (Schw.) Fr. On the roots of old decaying buried branches of *Corylus avellana* and *Populus tremula*. Södermanland: Hyltinge parish, Menaredalen, 15-4-1933, Lars Malm. Fungi exs. Suec., Praeset. Upsalienses, 188.

Pseudoplectania nigrella (Pers.) Fuck. Obtenu à une exposition lors d'une réunion de la Société Mycologique de France en mai 1969. Origine inconnue.

Sarcosoma globosum (Schmid. ex Fr.) Casp. Under *Pinus banksiana*. Cedar L. 28 mi. N of Vermilion Bay, Kenora D. Ont. Canada, 3th June 1956. Collect., det., R.F. Cain. Univ. Toronto, Cryptog. Herbarium, 32889.

Galiella rufa (Schw.) Nannf. et Korf. On twigs on the ground, Miami. Whitewaker Forest Park, Hamilton Co, Ohio, USA, 7-2-1960. Herbario W.M. Bridge Cooke n° 31897.

A l'exception de ceux du *Pseudoplectania helvelloides* qui ont été fixés à l'état frais, 48h après récolte, les échantillons provenant d'herbiers ont été réhydratés pendant environ 24h préalablement à leur fixation. Les techniques ultrastructurales qui ont été utilisées sont classiques (Bellemère, 1977); les coupes ont été observées après la réaction Patag (= technique de Thiéry, 1967) qui révèle certains polysaccharides.

La terminologie utilisée pour la description des structures fines des parois des asques et des ascospores est celle employée par Bellemère & Meléndez-Howell (1976) et Bellemère et al. (1981).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

L'ultrastructure des asques de l'*Urnula helvelloides* Donadini, Berthet et Astier (Pl. I, II; Fig. 1).

La paroi de l'asque (Pl. IIA; Fig. 1C). L'essentiel de la paroi de l'asque est formé par la couche c, finement granuleuse, qui comporte 3 sous-couches c1, c2, c3. La plus interne, c3, plus développée, est assez réactive au test Patag; sa structure est granuleuse. La sous-couche c2, mince, est à peine réactive; c1, également mince, l'est un peu plus. La couche b, claire et extrêmement mince, n'est distincte qu'aux endroits où la coupe est bien orthogonale à la paroi. La couche a forme un très mince liséré sombre autour de l'asque. A l'extérieur, le périascus, transparent et mince, est revêtu d'une fine couche de granules Patag⁺. En profondeur, au contact du plasmalemme de l'asque fortement réactif, on ne distingue pas de couche d.

L'apex de l'asque en maturation (Pl. IA, B; Fig. 1A). La couche c de la paroi s'amincit faiblement et progressivement vers le sommet de l'asque en devenant pour une large part fortement Patag⁺, car elle se charge de très fins et très nombreux granules sombres. Sous la couche c, une couche d, bien distincte, est développée. Elle recouvre l'épithème d'une mince coupole dont la face inférieure est onduleuse. Elle est subdivisée en 2 sous-couches d1 et d2. La sous-couche d1, externe, d'épaisseur irrégulière, est fortement réactive au test Patag. Elle est séparée de la sous-couche d2, plus interne et moins réactive, par une très mince lamelle claire, d'épaisseur irrégulière. Extérieurement à l'asque, le périascus reste mince et transparent.

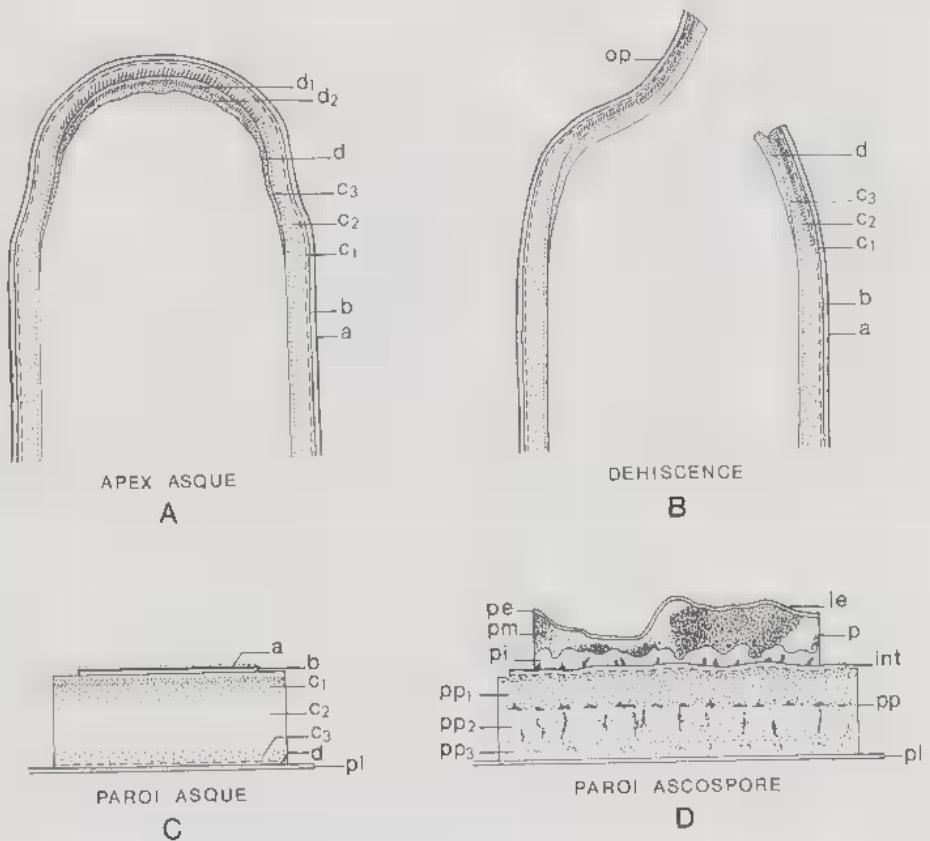


Fig. 1. - *Donadinia helvelloides* (= *Urnula helvelloides*) (schémas). - A: Structure du sommet de l'asque. - B: Déhiscence de l'asque. - C: Structure de la paroi de l'asque. - D: Structure de la paroi de l'ascospore.

Fig. 1. - *Donadinia helvelloides* (= *Urnula helvelloides*) - A: Structure of the ascus top. - B: Ascus dehiscence. - C: Wall structure of the ascus. - D: Structure of the ascospore wall.

La déhiscence de l'asque (Pl. IC; Fig. 1B). Au moment de la déhiscence, la différenciation Patag⁺ de la couche c est en partie effacée à l'apex de l'asque, sauf au contact avec la couche d où persiste une mince strate très réactive. La zone de déhiscence, autour du futur opercule, est assez complexe. Elle est constituée, dans la couche c, d'une étroite région annulaire claire, et, dans la couche d, d'une autre région de même aspect mais plus étroite et plus interne.

Après la déhiscence, le rebord du pore operculaire a donc une section en forme de marche d'escalier.

La paroi des ascospores (Pl. IA, IIB; Fig. 1D). En début de maturation (Pl. IA) elle est constituée essentiellement par la paroi propre, au sens de Bellemère & Meléndez-Howell (1976). Celle-ci a un aspect relativement clair, surtout dans sa partie profonde. Une mince périspore, réactive au test Patag, d'épaisseur inégale, constitue la partie externe de la paroi. Elle recouvre une très mince paroi intermédiaire, d'aspect clair, dont la structure est difficile à analyser. Quand la spore est mûre (Pl. IIB) sa paroi propre est plus différenciée. On y distingue alors 3 sous-couches. La plus externe (pp1), la plus épaisse, est aussi celle qui est la plus réactive et dont la texture est la plus grossière. La sous-couche moyenne (pp2) a une trame assez claire. La sous-couche profonde (pp3), la moins épaisse, est à peine plus réactive. A cette stratification de la paroi propre s'ajoute une différenciation radiaire sous forme de minces bandes rayonnantes irrégulières, constituées de granules différant par leur taille et leur réactivité. Ils sont souvent plus sombres à l'interface entre les sous-couches ce qui renforce l'aspect stratifié de la paroi propre. Il est à remarquer que certains granules Patag[†] légèrement plus gros, et plus réactifs, se surimposent aux granules dont il vient d'être question. Leur disposition est irrégulière et largement indépendante des strates reconnues dans la paroi ascosporale; certains d'entre eux se trouvent, par exemple, dans la périspore interne claire ou à cheval sur la base de celle-ci et la paroi intermédiaire, ou même à l'extérieur de la paroi propre. Ces granules sont probablement des granules pigmentaires car on sait que la répartition de ceux-ci est souvent aléatoire dans les parois ascosporales (Bellemère & Hafellner, 1982). La paroi intermédiaire est réduite à une très mince zone lamellaire grise. La périspore qui s'est un peu développée s'est différenciée en 3 sous-couches. La périspore interne, claire, d'épaisseur assez réduite et irrégulière, forme, à l'extérieur de la paroi intermédiaire, de courtes protubérances dont la section est plus ou moins hémisphérique. La périspore moyenne, la plus développée, est, elle aussi, d'épaisseur irrégulière. Elle est grossièrement granuleuse et fortement, mais diversement, réactive. La périspore externe n'est qu'une très mince lamelle claire sous la limitante externe de la spore. Le jeune **sporoplasme** renferme de nombreux corps lipidiques très réactifs et un peu de glycogène (Pl. IA).

Le jeune **épiplasme** contient çà et là du glycogène en amas denses formés de grains fins et aussi des corps lipidiques. Il se vacuolise précocement.

Les paraphyses (Pl. IIC), plus longues que les asques, assez larges et irrégulièrement bosselées vers leur sommet, ont des vacuoles contenant chacune un gros granule, assez réactif, d'aspect caverneux. De tels granules paraissent faire défaut dans les poils hyméniaux qui ont un cytoplasme plus dense. La gelée hyméniale est finement granuleuse et dense (Pl. IC).

Comparaison ultrastructurale des asques de *Urnula helvelloides* Donadini, Berthet et Astier avec ceux des espèces types des genres *Plectania* Fuck. et *Urnula* Fr.

1) Comparaison avec les asques de *Plectania melastoma* (Sow.) Fuck., espèce type du genre *Plectania* (Pl. III; Fig. 2A, 3A).

- *Références.*

Jusqu'à présent les asques de cette espèce n'ont pas été étudiés en microscopie électronique. Van Brummelen (1978, 1981) a donné des figures concernant *Plectania platensis* (Speg.) Rifai (as *Urnula plutensis* Speg.).

- *Observations.*

La paroi de l'asque (Pl. IIIA, C; Fig. 2A) est essentiellement formée par la couche c, peu réactive, comportant 3 sous-couches d'inégales épaisseur et réactivité. La couche d est absente (ou réduite à une mince pellicule Patag⁺ au contact du plasmalemme). La couche b est indistincte. La couche a est relativement épaisse et réactive. Le mince périascus transparent est recouvert d'un gélin formé de granules fortement Patag⁺. La couche a, le périascus et son gélin périascal granuleux sont souvent desquamés sur le flanc de l'asque (Pl. IIIB, C).

Au sommet de l'asque (Pl. IIIA; Fig. 2A) la couche c s'amincit sensiblement surtout au niveau de sa sous-couche c3. Sa réactivité est inchangée. Une couche d est développée, relativement mince, un peu plus réactive que la couche c. On n'y distingue pas de sous-couches. La couche a persiste au sommet de l'asque qu'elle coiffe d'une sorte de capuchon, revêtu par le gélin périascal dont les granules sont plus abondants que sur le flanc de l'asque. La déhiscence de l'asque n'a pu être observée.

La paroi des ascospores mûres (Pl. IIIB, C; Fig. 3A). La paroi propre de l'ascospore, dans l'ensemble peu réactive, l'est davantage dans sa partie externe et surtout moyenne; dans sa partie profonde, plus développée et quasi transparente, des zones vésiculeuses dispersées sont très faiblement Patag⁺. La paroi intermédiaire, relativement bien développée, a une structure trilaminaire classique. La périaspore est développée de façon très inéquilatérale. Sa partie moyenne, la plus importante, de texture densément granuleuse, est très fortement Patag⁺. Sa mince partie externe, transparente, contient de fins filaments radiaires réactifs. La périaspore interne se réduit à une fine strate transparente.

Le sporoplasme de l'ascospore mûre est riche en glycogène et en mitochondries à crêtes effacées.

L'épiplasme, fragile, est précocement dissocié.

- Remarque concernant *P. platensis* (Speg.) Rifai.

Un échantillon de *Plectania platensis* (Speg.) Rifai (ad *quisquilia Eucalypti* Lisbonne, fév. 1909, Herbarium Boudier, Muséum, Paris, as *Urnula torrendi* Boud., det. Nannfeldt, 1948) (cf. Le Gal 1947), nous a montré une ultrastructure ascale analogue à celle de *P. melastoma*. On note seulement un plus fort amincissement de la couche c à l'apex de l'asque et une épaisseur notable de la périspore interne des ascospores dont la limite externe de la paroi propre est onduleuse. L'existence d'une zone plus claire, annulaire, dans la couche d, indiquée par Van Brummelen (1978, 1981 fig. 23, Rz) (as *Urnula platensis*), n'a pas été retrouvée. Puisque *P. platensis* a des asques similaires de ceux de *P. melastoma*, espèce type du genre *Plectania*, le type d'asque dénommé "*Urnula*" par Van Brummelen (1978: 120) peut désormais être appelé type "*Plectania*".

- Discussion.

La structure de la paroi ascale d'*U. helvelloides* et de *P. melastoma* est similaire: la couche d est absente, ou quasi absente, et la couche c est subdivisée en 3 sous-couches. Chez ces deux espèces l'apex de l'asque est construit sur le même plan structural, avec amincissement de la couche c (en particulier de c3) et épaissement modéré de d. Mais les asques de *P. helvelloides* ont de nettes différenciations Patag⁺, aussi bien dans la couche c que dans la couche d où elles se limitent à une sous-couche externe, d1; de plus ils n'ont pas de gélin apical réactif alors que celui-ci est assez important chez *P. melastoma*.

La structure d'ensemble de la paroi ascosporelle est du même type chez les deux espèces mais, dans le détail, les différences sont notables. Ainsi, chez *P. helvelloides* la paroi est plus mince. La périspore est réduite, la différenciation des sous-couches de la paroi propre beaucoup plus accusée.

Le sporoplasme est riche en lipides chez *P. helvelloides* alors qu'il est riche en glycogène chez *P. melastoma*.

En conclusion, bien que les deux espèces aient des asques et des ascospores de types similaires, elles diffèrent cependant de façon suffisante dans le détail pour que l'appartenance de *P. helvelloides* au genre *Plectania* puisse être discutée. Une comparaison avec le genre *Urnula* s'impose donc.

2) Comparaison avec les asques d'*Urnula craterium* (Schw.) Fr., espèce type du genre *Urnula* Fr. (Pl. IV; Fig. 2B, 3B).

- Références.

Les asques de cette espèce ont été étudiés au microscope électronique par Samuelson (1975).

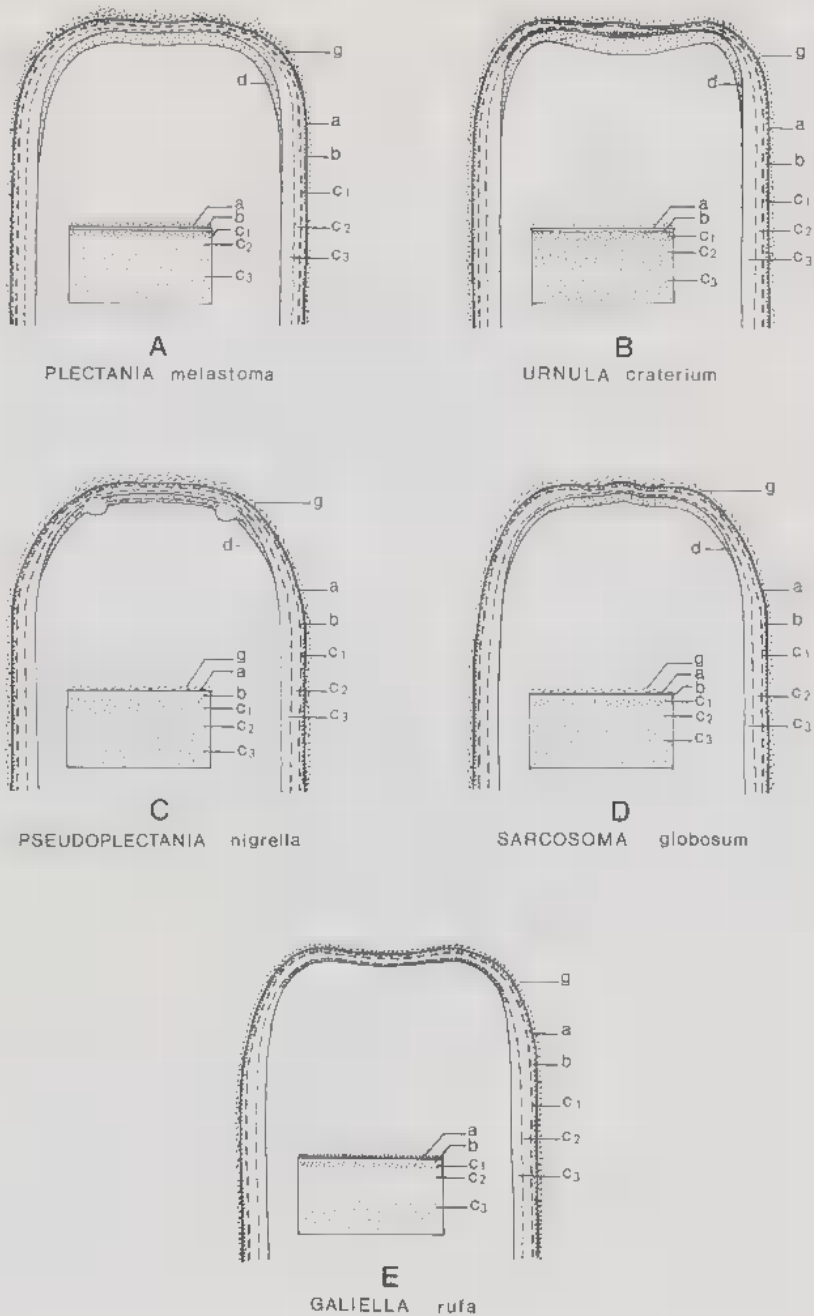


Fig. 2. - Paroi de l'asque et apex de l'asque (schémas). - A: *Plectania melastoma*. - B: *Urnula craterium*. - C: *Pseudoplectania nigrella*. - D: *Sarcosoma globosum* (jeune asque). - E: *Galiella rufa*.

Fig. 2. - Ascus wall and ascus apex. - A: *Plectania melastoma*. - B: *Urnula craterium*. - C: *Pseudoplectania nigrella*. - D: *Sarcosoma globosum* (young ascus). - E: *Galiella rufa*.

- *Observations.*

Dans la **paroi du flanc de l'asque** (Pl. IVD) la couche d, bien réactive au test de Thiéry, n'est pas distincte du plasmalemme. La couche c, qui forme l'essentiel de la paroi (Samuelson, 1975, fig. 37, INT) comporte 3 sous-couches. La plus interne c3, assez réactive, est la plus épaisse; la sous-couche médiane, c2, est mince et transparente; c1, externe, est très mince mais assez fortement réactive. En dehors du sommet de l'asque la paroi est souvent clivée longitudinalement au niveau de c2 et la partie de la paroi qui est externe à celle-ci est desquamée. Ce n'est que vers le haut de l'asque que l'on observe la couche b, claire, assez bien individualisée, et la couche a, mince et réactive, qui est recouverte d'un périascus comportant un peu de gélín granuleux et réactif (Pl. IVA).

Le sommet de l'asque (Pl. IVA), assez plan et un peu déprimé (Samuelson, 1975, fig. 36, 37), est légèrement mamelonné en son centre. La paroi ascale y est très légèrement amincie. Une couche d est développée; elle s'épaissit progressivement jusqu'à l'apex où elle reste cependant peu importante. Elle est homogène et assez peu réactive (Samuelson, 1975, fig. 36 à 38, IL). Dans la couche c, la sous-couche c3 s'amincit brusquement à l'extrême sommet de l'asque et devient alors plus réactive; c2 s'épaissit un peu; c1 et b sont inchangées. A l'extérieur de la couche a, des dépôts de gélín périascal réactif, de dimensions diverses, sont présents çà et là.

Au moment de la **déhiscence** (Pl. IVB, C) l'opercule se sépare par effacement de la paroi au niveau d'une étroite zone de déhiscence. Celle-ci se forme probablement au-dessus d'une couronne de granules lipidiques (observée aussi par Samuelson, 1975, fig. 38) qui occupe le sommet largement vacuolisé de l'épépisme (Pl. IVA).

La paroi des ascospores (Pl. IVD; Fig. 3B) est constituée essentiellement par la paroi propre. Celle-ci, d'épaisseur irrégulière, peu réactive, a une fine texture de fond et renferme de nombreux grains Patag⁺, de taille et de réactivité diverses, dont la disposition est quelconque. La mince paroi intermédiaire, à partie médiane plus claire, est directement recouverte d'une limitante externe: il n'y a pas de périspore.

Les paraphyses, larges et septées, baignent dans un gélín hyménial Patag⁺ (Pl. IVA).

- *Discussion.*

Chez *U. craterium* le plan structural de la paroi latérale et celui de l'apex de l'asque sont du même type que chez *P. melastoma* et *U. helvelloides*. Il y a, ici aussi, amincissement de la paroi à l'apex de l'asque car le développement de la couche d est moins important que la forte réduction de la couche c. Le sommet des asques d' *U. craterium* se distingue de celui d' *U. helvelloides* par l'absence de différenciations dans les couches c et d de la paroi. Il ressemble à celui de *P. melastoma* par l'homogénéité de

la couche d, la tendance à la desquamation d'une partie de la paroi et l'absence d'un gélin externe; il n'en diffère guère que par la présence de lipides sous-apicaux et une plus forte réactivité de la base de la couche c. En somme, *Urnula* et *Plectania* sont plus proches l'un de l'autre, par l'apex de leurs asques, qu'*Urnula helvelloides* ne l'est de chacun d'eux.

La paroi ascosporelle d'*U. craterium*, bien que construite sur le même plan que celle de *P. melastoma* et *P. helvelloides*, diffère cependant nettement de celle de ces deux espèces par l'absence de périspore et la différenciation particulière de la paroi propre. Ces trois espèces sont donc bien distinctes par leurs ascospores.

En fin de compte, par l'apex de ses asques et la structure de sa paroi ascosporelle *U. helvelloides* n'est pas véritablement un *Urnula* ni un *Plectania*. Il convient donc de comparer ses asques à ceux des genres proches de ces derniers.

Comparaison avec les asques d'autres genres voisins.

Les genres *Urnula* et *Plectania* sont placés dans la famille des Sarcosomataceae Kob. 1937 (Eriksson & Hawksworth, 1988; Hawksworth & David, 1989). Korf (1970, 1973) a élevé la famille des Sarcosomataceae Kob. au rang de sous-ordre (Sarcoscyphineae) et l'a subdivisée en 2 familles: les Sarcoscyphaceae, à apothécies claires et cellules des paraphyses uninucléées, avec 2 tribus (Sarcoscypheae et Boedijnopezizae) et les Sarcosomataceae (sensu Korf = sensu stricto) à apothécies sombres et cellules des paraphyses plurinucléées, avec également 2 tribus, les Sarcosomatae (avec *Sarcosoma*, *Plectania*, *Pseudoplectania*, *Chorioactis*, *Desmazierella*) et les Galiellae (avec *Galiella*, *Nannfeldtiella*, *Wolfina* et *Neournila*).

Une étude ultrastructurale des asques des genres de la première de ces deux tribus, qu'il convient d'examiner d'abord, nous a montré que ceux des genres *Chorioactis* et *Desmazierella* différaient nettement de ceux des *Urnula* et des *Plectania*; elle fait l'objet de publications séparées (Bellemère & Meléndez-Howell, en préparation). On examinera donc ici les seuls genres *Pseudoplectania* (parfois considéré comme synonyme de *Plectania*; Korf, 1972; Paden, 1983; Korf & Zhuang, 1985), *Sarcosoma* et *Galiella* car, faute de matériel disponible, les autres genres mentionnés ci-dessus n'ont pu être étudiés.

1) Comparaison avec les asques de *Pseudoplectania nigrella* (Pers.) Fuck., espèce type du genre *Pseudoplectania* Fuck. (Pl. V; Fig. 2C, 3C).

- Références.

Ces asques ont été étudiés en microscopie électronique par Samuelson (1975) et Van Brummelen (1978, 1981).

- *Observations.*

La paroi latérale de l'asque (Pl. VA, B, C) est formée, pour l'essentiel, par la couche c dans laquelle les sous-couches constitutives se distinguent difficilement. C'est probablement la sous-couche médiane, c2, claire, qui est la plus développée. Il n'y a pas vraiment de couche d distincte du plasmalemme qui est bien réactif.

Au sommet de l'asque, légèrement arrondi (Samuelson, 1975, fig. 42; Van Brummelen, 1978, fig. 28), la paroi n'est pas épaissie (Pl. VA), bien qu'une couche d soit présente (Samuelson, 1975, fig. 42, 43, 46 II), car la couche c est amincie. La couche d, initialement de texture lamellaire (Pl. VB) est subdivisée en 2 sous-couches dont le contenu n'est que faiblement réactif, la sous-couche d1 étant plus nettement Patag⁺. Dans la couche c, la sous-couche c3 est la plus réactive. La couche b est indistincte. La couche a, Patag⁺, est revêtue d'un gélín périascal (Van Brummelen, 1978, fig. 28, P) formé de très nombreuses fibrilles un peu onduleuses, orthogonales à la paroi.

Une **zone de déhiscence** se constitue au niveau d'une étroite indentation de la face interne de la paroi (Pl. VA) qui surplombe une couronne de globules lipidiques épiplasmiques périapicaux. A ce niveau, la partie profonde de la paroi perd sa réactivité, gonfle et vient faire saillie dans le sommet de l'épiplasma (Pl. VB, C). L'opercule, étroit, a été vu plus mince que ne l'a figuré Van Brummelen (1978, fig. 2B).

La paroi des ascospores (Pl. VC à E; Fig. 3C) ne comporte pas de périspore. La paroi propre est subdivisée en sous-couches pp1, pp2, pp3, remarquablement différenciées, dans lesquelles une disposition radiaire est manifeste (Pl. VD). Dans les ascospores mûres, une mince endospore claire, grossièrement granuleuse, est interposée entre la paroi propre et le plasmalemme. La paroi propre de l'ascospore est recouverte par la paroi intermédiaire et la limitante externe d'aspect classique. Dans le sporoplasme riche en lipides (Pl. VD), les vacuoles ont un contenu en partie réactif, de texture très fine. Au moins 3 noyaux ont pu être observés dans les ascospores. Celles-ci présentent probablement une zone de fragilité plus ou moins équatoriale car, à ce niveau, leur paroi se sépare fréquemment en 2 valves subégales sans qu'une différenciation spéciale ait été observée à l'endroit de la rupture.

Les paraphyses, à paroi mince et réactive et à surface finement granuleuse, ont un très long article terminal un peu renflé en massue. Le plus souvent leurs cellules sont vidées de leur contenu.

- *Discussion.*

Les asques de *P. nigrella* sont du même type structural que ceux de *U. helvelloides*, *P. mclastoma* et *U. craterium*. Ils diffèrent de ces deux derniers par la présence de 2 sous-couches dans la couche d de la paroi ascale et par

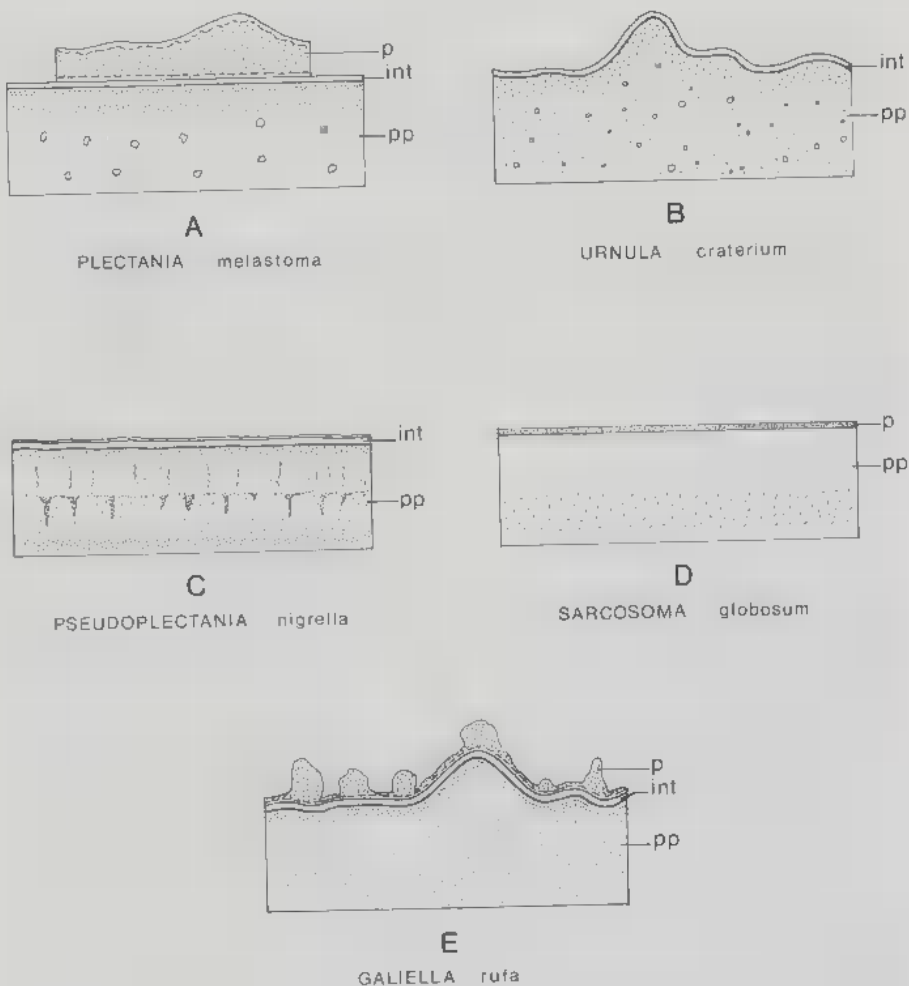


Fig. 3 - Paroi d'ascospore (schémas). - A: *Plectania melastoma*. - B: *Urnula craterium*. C: *Pseudoplectania nigrella*. - D: *Sarcosoma globosum* (jeune ascospore). - E: *Galiella rufa*.

Fig. 3 - Ascospore wall. - A: *Plectania melastoma*. - B: *Urnula craterium*. C: *Pseudoplectania nigrella*. - D: *Sarcosoma globosum* (young ascospore). - E: *Galiella rufa*.

la structure fine de la paroi ascosporale (périspore chez *Plectania*, paroi propre moins différenciée chez *Urnula*). Ils ont plusieurs caractères en commun avec ceux de *P. helvelloides*: différenciation Patag⁺ dans la couche c de la paroi ascale, subdivision de la couche d avec réactivité un peu plus impor-

tante de la sous-couche d1, opercule étroit, paroi propre de l'ascospore très différenciée. De ce fait, par l'ultrastructure de ses asques, *U. helvelloides* paraît plus proche du genre *Pseudoplectania* que des genres *Plectania* et *Urnula*. Cependant l'apex des asques de *U. helvelloides* diffère de celui des asques de *Plectania* par la différenciation importante des couches c et d de la paroi, l'absence de gélin externe et d'une couronne périascale de globules lipidiques épiplasmiques. En outre chez *U. helvelloides* la paroi ascospore est pourvue d'une périspore et il n'y a pas d'endospore.

Donc, par ses asques, *U. helvelloides* ne peut être placé de façon indiscutable dans aucun des trois genres *Plectania*, *Urnula* et *Pseudoplectania*.

2) *Comparaison avec Sarcosoma globosum (Schmid. ex Fr.) Casp. (Pl. VI; Fig. 2D, 3D), espèce type du genre Sarcosoma Casp.*

- *Références.*

Les asques de cette espèce ont été étudiés au microscope électronique par Samuelson et al. (1980).

- *Observations.*

Les apothécies étudiées, bien que de grande taille et à hyménium bien constitué, apparemment adultes, ne renfermaient que des asques où les ascospores n'étaient pas encore mûres.

La paroi de l'asque (Pl. VIA, B), assez épaisse, ne comporte pas de couche d. La couche c est nettement subdivisée en 3 sous-couches; l'interne, c3, est la plus épaisse et c1, l'externe, la plus mince; toutes les deux sont un peu réactives alors que c2, assez bien développée, est transparente.

A l'apex de l'asque, où la paroi est faiblement amincie, une fine couche d se développe; assez réactive, elle est bien distincte (couche 1L de Samuelson et al., 1980: 1239). A ce niveau la couche c (couche 1S de Samuelson et al., 1980: 1239) devient plus mince bien que c2 et c1 conservent à peu près leur épaisseur. Elle n'est pas subdivisée en 2 sous-couches. Le sommet de l'asque, assez plat, est légèrement mucroné dans sa partie axiale; il est recouvert d'une mince couche de gélin périascéal (couche ES de Samuelson et al., 1980: 1239), un peu réactive, de texture assez grossière. L'épiplasma de l'asque jeune contient des plages granuleuses fortement Patag⁺ (Pl. VIA, B) correspondant probablement à du glycogène. L'étude de Samuelson et al. (1980) montre que l'opercule est mince (fig. 23) et signale l'existence d'une zone de déhiscence annulaire.

La paroi des ascospores en début de maturation est déjà épaisse, mais elle n'est que très faiblement différenciée. Sous la périspore, très mince et peu réactive, la paroi intermédiaire n'est pas distincte. La paroi propre, qui constitue l'essentiel de la paroi, est assez transparente; sa partie profonde a un aspect un peu plus gris. D'après l'étude de Samuelson et al. (1980, fig. 20 et 24) il semble que la paroi des ascospores mûres a une structure analogue

à celle des ascospores de *U. helvelloides* (Pl. IIB). Cette paroi est un peu moins différenciée que dans cette espèce et la périspore y est peut-être un peu plus réduite.

Les paraphyses cylindriques, assez larges, ont une paroi relativement mince, dont la surface finement irrégulière est réactive. Les articles terminaux sont allongés.

- *Discussion.*

Les asques du genre *Sarcosoma* appartiennent au même type structural que ceux d' *U. helvelloides* et des genres *Plectania*, *Urnula* et *Pseudoplectania* qui se caractérise par le développement d'une couche d dans la paroi apicale de l'asque, celle-ci étant cependant moins épaisse que la paroi latérale en raison de l'important amincissement de la couche c à ce niveau. Les asques de l' *U. helvelloides* se distinguent cependant de ceux du genre *Sarcosoma* car, chez ce dernier, comme chez les genres *Plectania* et *Urnula*, la partie apicale de la couche d n'est pas subdivisée en 2 sous-couches et ne présente pas de différenciations réactives alors que c'est le cas chez *U. helvelloides* et chez *Pseudoplectania*. De plus il n'y a pas de gélin périascal à l'apex des asques de *U. helvelloides* contrairement au cas de *Sarcosoma*. Par suite *U. helvelloides* ne peut être placé dans le genre *Sarcosoma*, même si la structure des ascospores est similaire de celle de ce dernier genre.

3) *Comparaison avec Galiella rufa* (Schw.) Nannf. et Korf (Pl. VII, VIII; Fig. 2E, 3E), espèce type du genre *Galiella* Nannf. et Korf.

- *Références.*

Les asques de cette espèce ont été étudiés au microscope électronique par Samuelson et al. (1980).

- *Observations.*

La paroi de l'asque (Pl. VIIA) relativement épaisse, ne comporte pas de couche d. Elle est formée essentiellement par la couche c, assez réactive, dans laquelle on peut distinguer 3 sous-couches (c1, externe, mince, un peu plus réactive; c2, médiane, un peu plus claire; c3, interne, légèrement plus réactive que c2). La présence d'une couche b, très mince et transparente, est confirmée par la fréquente desquamation de la paroi observée à son niveau. La couche a, mince et fortement réactive, est couverte d'une fine couche de périascus dont le gélin est formé de courtes fibrilles réactives, orthogonales à la paroi.

Au sommet de l'asque, où la paroi est très amincie (Pl. VIIA), toutes les sous-couches de la couche c ont une épaisseur réduite. La réactivité de la sous-couche c3 augmente. Il n'y a pas de développement d'une couche d. La couche b est indistincte. La couche a, recouverte de gélin périascal, est inchangée.

La zone de déhiscence operculaire semble sans particularités (Pl. VIIB) alors qu'au niveau de sa charnière, juste au-dessous de l'aminçissement de la paroi ascale, la sous-couche c3 de la paroi est légèrement épaissie et présente une étroite différenciation d'aspect clair (Samuelson et al., 1980: 1240).

La paroi des ascospores (Pl. VIIIA; Fig. 3E) comporte une périspore d'épaisseur irrégulière, un peu réactive au test de Thiéry et de texture très finement granuleuse, avec, peut-être, une étroite partie interne surmontant une très mince paroi intermédiaire. Sous la périspore, la paroi propre constitue l'essentiel de la paroi; elle est différenciée en 3 sous-couches inégalement réactives, la plus externe étant la plus opaque aux électrons et la sous-couche moyenne, la plus transparente (Pl. VIIIA). Dans certaines spores, sans doute plus mûres, la paroi propre se charge de nombreux petits granules fortement Patag⁺; ils sont plus abondants dans les sous-couches moyenne et interne de la paroi propre (Pl. VIIIB). Le sporoplasme contient quelques éléments lipidiques.

Les paraphyses assez épaisses, cylindriques, septées, ont une paroi mince, dont la partie interne est bien réactive au test de Thiéry. La gelée hyméniale qui les entoure, assez abondante, est faiblement Patag⁺.

- Discussion.

La présente interprétation considère que la partie interne de la paroi apicale des asques de *G. rufu* est formée par la sous-couche c3 et non par la couche d comme c'est le cas chez *S. globosum*. Cette interprétation diffère donc de celle de Samuelson et al. (1980, fig. 8 et 9). Selon ces auteurs, en effet, cette partie interne est de même nature chez ces deux espèces où elle est également qualifiée d'inner layer (IL). Cette opinion ne nous paraît pas en accord avec les faits. Les asques du genre *Galiella* n'ont pas le même type structural que ceux qui ont été examinés plus avant dans ce travail. Certes, leur paroi est amincie au sommet de l'asque, mais il n'y a pas de développement d'une couche d, celle-ci étant absente sur l'ensemble de l'asque. Par suite, *U. helvelloides* ne peut être placé dans le genre *Galiella*.

En conclusion, il résulte de ce qui a été dit précédemment que les caractéristiques ultrastructurales des asques et des ascospores de l'*U. helvelloides* ne permettent pas de l'inclure dans un des genres *Plectania*, *Urnula*, *Pseudoplectania*, *Sarcosoma* et *Galiella*. Les données bibliographiques (Korf, 1973) montrent de plus, que pour diverses raisons, l'*U. helvelloides* ne peut être non plus placé dans les genres des Sarcosomatae et des Galiellae que nous n'avons pu étudier. Ainsi il se distingue de *Wolfina* (*W. aurantiopsis*) dont les ascospores sont, elles aussi, cyanophiles mais dont les ornements sont longitudinaux. Il se sépare de *Neournula* (*N. poucheti*), lui aussi saprophyte sur litière de conifère, mais dont les ascomas sont différents par leur couleur gris ocracé, leur aspect plus ou moins feutré et ridulé, leur marge fimbriée et le stipe creux, s'ouvrant dans la base de la cupule. Enfin *Korfella* (*K. karmika*) a des spores non verruculeuses et des

ascomas de forme auriculaire. Il convient donc de ranger *Urnula helvelloides* Donadini, Berthet et Astier dans un genre nouveau, le genre *Donadinia*, proposé en hommage au brillant spécialiste des Pézizales, récemment disparu.

***DONADINIA* Bellemère et Meléndez-Howell gen. nov.**

Apotheciae lignicolae, in ligno mortuo caduco enascentes, pedunculatae, cupulares, gregariae; cupula hemisphaerica, marginata. Stipes plenus. Asci octospori, cylindrati, base flexuosi. Endotunica in apice solem adest, natura heteroclita. Ectotunica in apice angustata, natura heteroclita. Apertio operculata haud suboperculata. Sporae pariete propra dispari, ac perispora verrucis parvis cyanophilisque ornata. et intus parvis guttulis repletae. Ascogoniae hyphae non fibulatae. Paraphyses lineares, apice saepe furcatae ac nodosae.

Species typica, D. helvelloides (Donadini, Berthet et Astier) Bellemère et Meléndez-Howell.

Rapports entre les asques du genre *Donadinia* et ceux des autres Sarcosomataceae. Conséquences systématiques.

1) Rappel historique.

Des études en microscopie photonique postérieures à la définition de la famille des Sarcosomataceae, sensu Kobayasi (1973), ont mis en évidence, chez certains genres de celle-ci, l'existence d'asques à paroi épaissie au sommet donc différents du type operculé. Le Gal (1946a) a, par la suite, défini chez *Cookeina sulcipes* un type d'asque "suboperculé", terme qui a prévalu sur celui de "paraoperculé" défini simultanément par Chadefaud (1946) chez *Sarcoscypha coccinea*. Des asques suboperculés ont été reconnus chez plusieurs autres Sarcosomataceae (*Sarcosoma*, *Urnula*, *Pseudoplectania*, *Pithya*, *Wynnea*) (Le Gal, 1946b). Par la suite les auteurs ont considéré que tous les représentants de cette famille avaient des asques suboperculés.

Cependant les études ultrastructurales de Samuelson (1975) ont confirmé, d'une part, la validité du type d'asque suboperculé sensu Le Gal (différent structurellement des asques inoperculés mais proche du type operculé) et, d'autre part, sa présence chez plusieurs genres de Sarcosomataceae sensu Kobayasi (*Sarcoscypha*, *Wynnea*, *Phillipsia*, *Cookeina*). Mais, par contre, ces études ont montré que chez certains autres genres de cette famille (*Urnula*, *Pseudoplectania*) l'interprétation de l'apex des asques par Le Gal était erronée et que la paroi était amincie au sommet de ceux-ci (le "coussinet" de Le Gal n'étant pas un constituant pariétal). Samuelson (1975) mettait donc en évidence l'hétérogénéité de la famille des Sarcosomataceae, confirmée un peu plus tard par Van Brummelen (1978). Cependant Samuelson n'a pas subdivisé cette famille. Au contraire, il a voulu en conserver l'intégrité en modifiant la définition des asques suboperculés qu'il caractérise désormais par la présence d'un sous-opercule = "suboperculum": "area in the ascus wall immediately below the line of

dehiscence in which transitions in wall layers are notable". Cette définition étant relativement peu précise, Samuelson lui-même n'a pas toujours délimité nettement le sous-opercule sur ses clichés et l'utilisation de ce terme a été contestée (Van Brummelen, 1986). De plus, la présence d'un sous-opercule plus ou moins développé a été retrouvée chez des Pézizales indubitables (Samuelson, 1978a, b, c, d; Kimbrough & Benny, 1978) et des auteurs ont envisagé que certaines Sarcoscyphaceae aient des asques typiquement operculés (Bellemère, 1977; Donadini, 1987a). Finalement, Samuelson et al. (1980) ont considéré que chez une partie des Sarcosomataceae (*Sarcosoma*, *Urnula*, *Plectania*, *Galiella*) l'appareil apical des asques était du même type que celui des Pézizales et que le terme d'asque suboperculé ne devait s'appliquer qu'aux taxa qui possèdent à la fois un sous-opercule et un appareil apical bien développé. Des études ultrastructurales récentes concernant les genres *Pseudopythiella* (Donadini et al., 1989) et *Pythia* (Meléndez-Howell et al., 1990), ainsi que le présent travail permettent d'apporter des précisions relativement aux caractéristiques des asques suboperculés.

2) Caractéristiques des asques suboperculés.

On peut considérer que l'apex des asques suboperculés possède simultanément les caractéristiques suivantes:

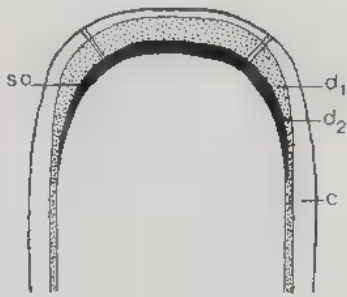
- la couche d de la paroi y est notablement épaissie.
- la couche d de la paroi y est subdivisée en 2 sous-couches, d1 externe et d2 interne; celle-ci est d'ordinaire plus nettement différenciée, formant une sorte de coupole apicale.
- la différenciation de la sous-couche d2 se prolonge latéralement au-delà des limites de l'opercule.
- après déhiscence, la partie latérale différenciée de la sous-couche d2 persiste au-dessous de l'ascostoma en une sorte de cheminée dont la structure est différenciée par rapport à la paroi de l'asque et que l'on peut qualifier de sous-opercule (= subopercule).

3) Les divers types d'asques dans la famille des Sarcosomataceae s. lato (Fig. 4)

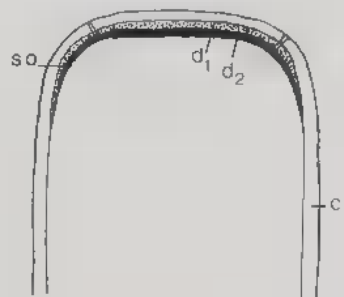
Seuls quelques genres de la famille des Sarcosomataceae s.l. ont des asques typiquement suboperculés.

- Les genres à asques suboperculés.

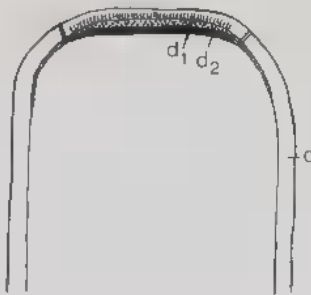
Le genre *Sarcoscypha* est le plus typique. Le genre *Pseudopythiella* a des asques plus spécialisés avec un épaulement sous-apical (Donadini et al., 1989). Les asques du genre *Pythia* est une variante à sous-opercule court (Meléndez-Howell et al., 1990). L'apex des genres *Wynnea*, *Phillipsia* et



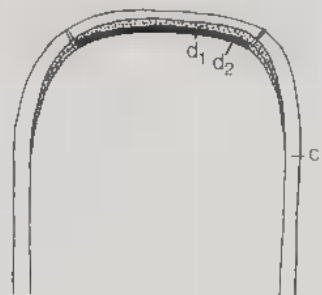
A



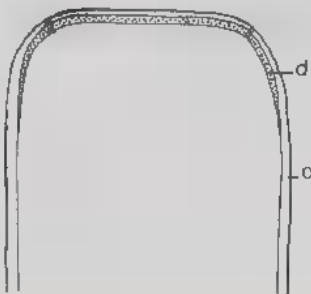
B



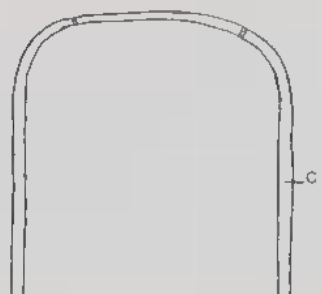
C



D



E



F

Cookeina est une variante excentrique (Samuelson, 1975; Samuelson et al., 1980).

- Les genres à asques non operculés. Ils se répartissent en 3 groupes:

I - Dans le genre *Galiella* il n'y a pas de développement de la couche d dans l'asque. Celui-ci est donc operculé.

II - Dans les genres *Sarcosoma*, *Plectania* et *Urnula* la couche d de la paroi n'est véritablement présente qu'au sommet de l'asque où elle est assez épaisse mais n'est pas subdivisée en deux sous-couches et ne présente pas de différenciation particulière. Après déhiscence il n'y a pas individualisation

Fig. 4 - Comparaison de la structure du sommet des asques chez des Sarcoscyphaceae et des Sarcosomataceae (schémas). - A: Apex d'asque typiquement suboperculé chez *Sarcoscypha* avec couche d épaissie à l'apex et subdivisée en deux sous-couches d1 et d2, avec aussi présence d'un sous-opercule bien développé (différenciation périoperculaire de d2). - B: Apex d'asque suboperculé de *Pithya* à couche d faiblement épaissie à l'apex, subdivisée en d1 et d2, et avec présence d'un sous-opercule réduit (différenciation périoperculaire de d2). - C: Apex d'asque de *Donadinia* à couche d faiblement épaissie à l'apex, subdivisée en d1 et d2 mais sans sous-opercule, (pas de différenciation périoperculaire de d2). Il y a une différenciation de la partie interne de c dans l'opercule. - D: Apex d'asque operculé de *Pseudoplectania*, analogue aux asques de *Donadinia* mais sans différenciation apicale dans la couche c de la paroi. - E: Apex d'asque operculé de *Sarcosoma* à couche d faiblement épaissie à l'apex mais non subdivisée en d1 et d2 et sans individualisation de sous-opercule. - F: Apex d'asque operculé de *Galiella* différant de celui de *Sarcosoma* par l'absence complète de couche d à l'apex et sur le flanc de l'asque.

Fig. 4 - Comparison of the ascus apex structure of some Sarcoscyphaceae and Sarcosomataceae. - A: Apex of a typical suboperculate ascus of *Sarcoscypha* with the thickening of the wall d layer at the ascus top, the subdivision of this layer into two sublayers d1 and d2 in the apex and the existence of a well developed suboperculum (periopercular differentiation of the d2 sublayer). - B: Apex of a suboperculate ascus of *Pithya* with a feebly thickened d layer at the apex, subdivided into d1 and d2 sublayers and a reduced suboperculum (periopercular differentiation of the d2 sublayer). - C: Apex of an ascus of *Donadinia* with a feebly thickened d layer at the apex, subdivided into d1 and d2 sublayers but with no suboperculum (no differentiation in the periopercular part of the d2 sublayer). There is a differentiation of the internal part of the c layer in its opercular part. - D: Apex of a suboperculate ascus of *Pseudoplectania* similar to the *Donadinia* ascus but without differentiation of the c layer in its opercular part. - E: Apex of an operculate ascus of *Sarcosoma* with a feebly thickened d layer at the ascus apex but without differentiation into d1 and d2 sublayers; no suboperculum exists. - F: Apex of an operculate ascus of *Galiella* different from *Sarcosoma* ascus apex because it is completely devoided of a d layer in the lateral part and in the apex.

d'un sous-opercule. Ces asques sont, eux aussi, operculés mais d'un type différent de ceux de *Galiella*.

III - Dans les genres *Pseudoplectania* et *Donadinia* la couche d de la paroi n'est aussi présente qu'au sommet de l'asque où elle est assez épaisse et subdivisée en deux sous-couches, avec une faible différenciation à l'intérieur de la sous-couche d1; mais celle-ci ne s'étend pas au-delà des limites de l'opercule et il n'y a donc pas persistance, après déhiscence, d'une partie latérale de la sous-couche d2 en un sous-opercule différencié (= cheminée). Il s'agit d'un type d'asque operculé mais qui est différent des types *Galiella* et *Sarcosoma*. Dans ce type une différenciation apicale peut aussi exister dans la couche c de la paroi; elle est nette chez *D. helvelloides*.

4) Conséquences systématiques de la diversité des asques chez les *Sarcosomataceae*.

Ces conséquences, seulement évoquées ici, seront précisées après l'étude de quelques autres genres de *Sarcosomataceae* (*Chorioactis*, *Desmazierella*, *Rickiella*, *Boedijnopeziza*) (Bellemère & Meléndez-Howell, en préparation).

- En premier lieu, les genres de *Sarcosomataceae* à asques typiquement suboperculés méritent d'être séparés de cette famille et rassemblés dans une famille autonome dont le genre *Sarcoscypha*, aux asques bien caractérisés, pourrait être le type. Il est alors possible de reprendre le nom de *Sarcoscyphaceae* proposé par Le Gal (1946b: 218), du nom d'une tribu de Fries. Il rassemblait, avec *Sarcoscypha*, plusieurs genres de *Sarcosomataceae* sensu Kobayasi et, parmi eux, le genre *Sarcosoma*, genre type de cette dernière famille; c'était donc un synonyme postérieur de *Sarcosomataceae* (Hawksworth et al., 1983; Eriksson, 1984). Le terme de *Sarcoscyphaceae* était invalide, à l'origine, faute de diagnose latine; celle-ci a été fournie par Eckblad (1968). Elle doit être amendée du terme "asques suboperculés" (*asci suboperculati*) qui n'y figure pas.

Il n'y a pas lieu de placer les *Sarcoscyphaceae* Le Gal ex Eckblad dans un ordre séparé (*Sarcoscyphales*) car le plan structural des asques est fondamentalement le même que celui de certaines Pézizales dans lesquelles une couche d est épaissie à l'apex de l'asque. Chez les *Sarcoscyphaceae* cet épaississement est seulement plus développé et plus différencié; des transitions existent avec les Pézizales typiques (*Pithya*, Meléndez-Howell et al., 1990).

- Les genres *Sarcosoma*, *Plectania* et *Urnula* ayant des asques du même type doivent être nécessairement conservés dans la famille des *Sarcosomataceae* s. stricto dont la définition doit être amendée dans un sens plus restrictif (asques operculés, non suboperculés) (*asci operculati*, non *suboperculati*). L'ultrastructure des asques de cette famille, ainsi réduite, est proche de celle des asques du genre *Fimaria*, étudiés récemment par Van

Brummelen (1986), et dont le type d'asque, selon cet auteur, est celui des Pyrenomataceae qui est fréquent chez les Pézizales.

- Les genres *Pseudoplectania* et *Donadinia* ont des asques non suboperculés dont la structure d'ensemble est proche de ceux des Sarcosomataceae s.s., mais ils sont plus nettement différenciés à l'apex et ont un opercule étroit. On doit donc les séparer des Sarcoscyphaceae. On peut les maintenir dans les Sarcosomataceae, au moins provisoirement, mais il faut alors les placer dans une tribu séparée (*Pseudoplectaniae*).

- Le genre *Galiella* dont les asques sont dépourvus de couche d ne peut être placé ni dans les Sarcoscyphaceae, ni dans les Sarcosomataceae s.s. Sa position systématique reste à préciser.

En conclusion l'étude ultrastructurale des asques du *Donadinia helvelloides* destinée à l'origine à une comparaison avec celle des asques des genres *Urnula* et *Plectania* a conduit à étendre les recherches à d'autres genres placés initialement dans la famille des Sarcosomataceae s. lato. L'hétérogénéité de celle-ci, en ce qui concerne les asques, a pu être confirmée et on peut en conclure que plusieurs voies de diversification peuvent être reconnues chez les asques operculés.

L'étude des ascospores des Sarcosomataceae s. lato confirme l'existence d'un schéma structural unique de la paroi chez ses représentants mais avec une importante diversification de détail. Celle-ci est relativement indépendante de l'ultrastructure des asques. Ainsi un type ascosporal à périspore développée et paroi propre bien différenciée semble se rencontrer aussi bien chez *Sarcoscypha*, chez *Sarcosoma*, chez *Donadinia* ou chez *Pseudoplectania* (avec ici une endospore). Un type ascosporal à paroi propre peu différenciée, mais se chargeant de granules, existe aussi bien chez *Urnula* que chez *Galiella* (où une périspore est présente). La paroi propre des ascospores de *Plectania* rappelle celle de *Pithya* et de *Pseudopithyella* avec, cependant, une périspore beaucoup plus abondante. Il semble que les ascospores renseignent mieux sur une adaptation récente aux conditions du milieu que ne le fait l'ultrastructure des asques, plus conservatrice des structures anciennes. A l'occasion de l'étude ultrastructurale des asques d'autres genres actuellement classés dans les Sarcosomataceae sensu lato (Bellemère & Meléndez-Howell, en préparation) nous espérons apporter des précisions et des compléments à ce sujet.

REMERCIEMENTS

Nous remercions la Direction de l'Ecole Normale Supérieure de Fontenay Saint-Cloud d'avoir bien voulu faciliter la réalisation de ce travail ainsi que Monsieur H. Romagnesi pour l'aimable rédaction d'une diagnose latine. L'assistance technique de T. Casses pour les dessins et de E. Vast et M. Letalnet pour les photographies a été aussi très appréciée.

BIBLIOGRAPHIE

- BELLEMÈRE A. et MELÉNDEZ-HOWELL L.M., 1976 - Etude ultrastructurale comparée de l'ornementation externe de la paroi des ascospores de deux Pézizales: *Peziza fortini* n. sp., récoltée au Mexique, et *Aleuria aurantia* (Oed. ex Fr.) Fuck. *Rev. Mycol. (Paris)* 40: 3-19.
- BELLEMÈRE A., 1977 - L'appareil apical de l'asque chez quelques Discomycètes: étude ultrastructurale comparative. *Rev. Mycol. (Paris)* 41: 233-264.
- BELLEMÈRE A., MELÉNDEZ-HOWELL L.M., NICOLAS A. et ROSSIGNOL J.L., 1981 - Etude ultrastructurale comparative du développement des ascospores chez la lignée sauvage et chez les mutants à ascospores "ceinturés" ou "albinos" de l'*Ascobolus immersus* Pers. ex Fr. *Cryptogamie, Mycol.* 2: 299-359.
- BELLEMÈRE A. et HAFELLNER J., 1982 - L'ultrastructure de l'appareil apical des asques et des ascospores du *Catolochia wahlenbergii* (Ach.) Flotow ex Koerber et de l'*Epilichen scabrosus* (Ach.) Clem. ex Haf. (Lichens, Lécnorales). *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.* 4: 1-36.
- Van BRUMMELEN J., 1978 - The operculate ascus and allied forms. *Persoonia* 10: 113-128.
- Van BRUMMELEN J., 1981 - The operculate ascus and allied forms. In: D.R. REYNOLDS. *Ascomycete Systematics, the Luttrellian concept*. New York, Heidelberg, Springer éd. III: 27-48.
- Van BRUMMELEN J., 1986 - Ultrastructure of the ascus top and the ascospore wall in *Fimaria* and *Pseudombrophila* (Pezizales, Ascomycotina). *Persoonia* 13: 213-230.
- CHADEFAUD M., 1946 - Les asques para-operculés et la position systématique de la Pézize *Sarcoscypha coccinea* Fries ex Jacquin. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., sér. III*, 222: 753-755.
- DONADINI J.C., BERTHET P. et ASTIER J., 1973 - Un *Urnula* nouveau: *U. helvelloides* (Discomycètes inoperculés). *Bull. Soc. Linn. Lyon* 42: 37-40.
- DONADINI J.C., 1987a (1986) - Discomycètes (1): Macro et microphotos en microscopie électronique à balayage (M.E.B.). De la recherche à la vulgarisation. *Bull. Soc. Linn. Provence* 38: 149-160.
- DONADINI J.C., 1987b - Etude des Sarcoscyphaceae ss. Le Gal, Sarcosomataceae et Sarcoscyphaceae ss. Korf. Le genre *Pseudoplectania* emend. nov., *P. ericae* sp. nov. (Pézizales). Cytologie et scanning des asques. *Mycol. Helvet.* 2: 217-246.
- DONADINI J.C., CHACUN H., MALHERBE M.C. et BELLEMÈRE A., 1989 - L'ultrastructure des asques et ascospores du *Pseudopithyella minuscula* (Ascomycètes, Pézizales, Sarcosomataceae). *Cryptogamie, Mycol.* 10: 283-304.
- ECKBLAD F.E., 1968 - The genera of operculate Discomycetes. A Re-evaluation of their taxonomy, phylogeny and nomenclature. *Nytt. Mag. Bot.* 15: 1-191.
- ERIKSSON O., 1984 - Outline of Ascomycetes - 1984. *Systema Ascomycetum* 3: 1-72.
- ERIKSSON O. and HAWKSWORTH D.L., 1988 - Outline of the Ascomycetes - 1988. *Systema Ascomycetum* 7: 119-315.

- HAWKSWORTH D.L., SUTTON B.C. and AINSWORTH G.C., 1983 - *Ainsworth and Bishy's Dictionary of the Fungi*. 7ed. Kew, Surrey, CMI.
- HAWKSWORTH D.L. and DAVID J.C., 1989 - *Family names. Index of Fungi, Supplement*. Oxon, UK, CAB, International Mycological Institute.
- KIMBROUGH J.W. and BENNY G., 1978 - The fine structure of ascus development in *Lasiobolus monascus* (Pezizales). *Canad. J. Bot.* 56: 862-872.
- KOBAYASI Y., 1937 - On the gelatinous cup fungi, *Bulgaria-* group. *Jap. J. Bot.* 13: 511-520.
- KORF R.P., 1970 - Nomenclatural notes. VII. Family and tribe names in the Sarcoscyphineae (Discomycetes) and a new taxonomic disposition of the genera. *Taxon* 19: 782-786.
- KORF R.P., 1972 - Synoptic key to the genera of the Pezizales. *Mycologia* 64: 937-993.
- KORF R.P., 1973 - Discomycetes and Tuberales. In: AINSWORTH G.C., SPARROW F. and SUSSMAN A.S., *The Fungi*. New York, Acad. Press, IVa: 249-319.
- KORF R.P. and ZHUANG W.Y., 1985 - Some new species and new records of Discomycetes in China. *Mycotaxon* 22: 483-514.
- LE GAL M., 1946a - Mode de déhiscence des asques chez les *Cookeina* et les *Leotia* et ses conséquences du point de vue phylogénétique. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., sér. III*, 222: 247-265.
- LE GAL M., 1946b - Les Discomycètes suboperculés. *Bull. Soc. Mycol. France* 62: 218-240.
- LE GAL M., 1947 - Recherches sur les ornémentations sporales des Discomycètes operculés. *Ann. Sci. Nat., sér. 2, Bot.*, 8: 73-297.
- MELENDEZ-HOWELL L.M., CHACUN H., MALHERBE M.C. et BELLEMERE A., 1990 - Etude ultrastructurale de l'apex de l'asque et de la paroi des ascospores dans le genre *Pithya* Fuck. (Ascomycètes, Pézizales, Sarcosomataceae). *Ann. Inst. Mex., Bot.* 60 (sous presse).
- PADEN J.W., 1983 - Sarcosomataceae (Pezizales, Sarcoscyphineae). *Fl. Neotrop.* 37: 1-17.
- SAMUELSON D.A., 1975 - The apical apparatus of the suboperculate ascus. *Canad. J. Bot.* 53: 2660-2679.
- SAMUELSON D.A., 1978a - Asci of the Pezizales. I. The apical apparatus of iodine-positive species. *Canad. J. Bot.* 56: 1860-1875.
- SAMUELSON D.A., 1978b - Asci of the Pezizales. II. The apical apparatus of representatives in the *Otidea-Aleuria* complex. *Canad. J. Bot.* 56: 1876-1904.
- SAMUELSON D.A., 1978c - Asci of the Pezizales. III. The apical apparatus of eugymnohymenial representatives. *Amer. J. Bot.* 65: 748-758.
- SAMUELSON D.A., 1978d - Asci of the Pezizales. VI. The apical apparatus of *Morchella esculenta*, *Helvella crispa* and *Rhizina undulata*. General discussion. *Canad. J. Bot.* 56: 3069-3082.

SAMUELSON D.A., BENNY G.L. and KIMBROUGH J.W., 1980 - Asci of the Pezizales. VII. The apical apparatus of *Galiella rufa* and *Sarcosoma globosum*: re-evaluation of the suboperculate ascus. *Canad. J. Bot.* 58: 1235-1243.

THIERY J.P., 1967 - Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microscop.* 6: 987-1018.

ABBREVIATIONS DES LEGENDES DES PLANCHES ET DES FIGURES

a	couche a de la paroi de l'asque	n	noyau
as	asque	op	opercule
b	couche b de la paroi de l'asque	p	périspore
c	couche c de la paroi de l'asque (avec les sous-couches c1,c2,c3)	pa	paroi de l'asque
d	couche d de la paroi de l'asque (avec les sous-couches d1,d2)	par	paraphyse
e	endospore	pas	périascus
ep	épiplasma	pe	périspore externe
es	espace périplasmique	ph	poil hyménial
fd	fissuration annulaire de la couche c de la paroi de l'asque	pi	périspore interne de la paroi de l'ascospore
g	gélin périascal	pl	plasmalemme
gh	gelée hyméniale	pm	périspore moyenne de la paroi de l'ascospore
gl	glycogène	pp	paroi propre de l'ascospore (avec les sous-couches pp1,pp2,pp3)
int	paroi intermédiaire de l'ascospore	ps	paroi de l'ascospore
l	globule lipidique	so	sous-opercule
le	limitante externe de la paroi de l'ascospore	sp	sporoplasme
m	mitochondrie	sr	strate réactive
		zd	zone de déhiscence

ABBREVIATIONS IN PLATES AND FIGURES

a	a layer of the ascus wall	m	mitochondria
as	ascus	n	nucleus
b	b layer of the ascus wall	op	operculum
c	c layer of the ascus wall (with the c1,c2,c3 underlayers)	p	perispore
d	d layer of the ascus wall (with the d1,d2 underlayers)	pa	ascus wall
e	endospore	par	paraphysis
ep	epiplasm	pas	periascus
es	periplasmic space	pe	external part of the perispore
fd	annular cleft in the c layer of the ascus wall	ph	hymenial hair
g	periascus gelin	pi	internal part of the perispore
gh	hymenial jelly	pl	plasmalemma
gl	glycogen	pm	median part of the perispore
int	intermediate layer in the ascospore wall	pp	proper wall of the ascospore (with the pp1,pp2,pp3 underlayers)
l	lipid globule	ps	ascospore wall
le	external boundary of the ascospore wall	so	suboperculum
		sp	sporoplasm
		sr	reactive stratum
		zd	dehiscence zone

LEGENDES DES PLANCHES

Planche I. - *Donadinia helvelloides* (= *Urnula helvelloides*) (Patag). - A: Sommet d'un asque avec une ascospore en maturation. La couche d de la paroi est subdivisée en deux sous-couches d1 et d2, dont seule d1 est fortement Patag⁺. Une mince pellicule claire sépare les couches c et d (flèche). - B: Sommet d'un asque, un peu plus âgé qu'en A. La couche d est un peu plus importante. Son épaisseur est irrégulière. La sous-couche d1, Patag⁺, est aussi plus développée. Dans c (flèche) et d la partie différenciée ne s'étend pas latéralement et pratiquement ne dépasse pas la limite du futur opercule (pas de sous-opercule). - C: Déhiscence de l'asque. Remarque la zone de déhiscence annulaire interne dans la couche d (zd) et la fissuration annulaire de la couche c (fd), un peu plus externe; en conséquence le rebord du pore apical est en forme de marche d'escalier (flèche). Noter aussi, qu'à ce stade, la seule partie fortement réactive de la paroi est une mince strate au contact des couches c et d (sr).

Plate I. - *Donadinia helvelloides* (= *Urnula helvelloides*) (Patag). - A: Top of an ascus with a maturing ascospore. Two sublayers d1 and d2 are distinct in the d layer; only d1 is strongly Patag⁺. A very thin clear strata is present between the c and d layers (arrow). - B: Top of an ascus somewhat older than A. The d layer of irregular thickness is more important. The d1 sublayer, Patag⁺ is more developed. The differentiated part of the c layer is not so important. In the c and d layers the differentiated part does not extend laterally and really does not overlap the limit of the opercular region. - C: Ascus dehiscence. Note the annular dehiscence zone in the d layer (zd) surrounded by an annular fissuration in the c layer; so, there is a step (arrow) in the ascostoma boundary. At this stage the only strongly reactive part of the wall is a thin strata at the c and d limiting zone.

Planche II. - *Donadinia helvelloides* (= *Urnula helvelloides*) (Patag). - A: Paroi ascale. En profondeur, la couche d n'est pas clairement différenciée - B: Paroi d'ascospore mûre. La paroi propre est épaisse, subdivisée en sous-couches inégalement différenciées. La périspore, qui est ici continue et d'épaisseur irrégulière, comporte une mince sous-couche interne claire et d'aspect festonné (pi) et une sous-couche externe bien développée réactive, avec çà et là, des amas plus denses et plus fortement Patag⁺. - C: Sommet de l'hyménium. Les paraphyses (par), plus longues que les asques, ont des vacuoles à granules caverneux et sont plus larges que les poils hyméniaux (ph) à cytoplasme plus dense.

Plate II. - *Donadinia helvelloides* (= *Urnula helvelloides*) (Patag). - A: Ascus wall. No clearly differentiated d layer exists. - B: Mature ascospore wall. Sublayers are distinct in the thick proper wall; they are inequally differentiated. Here the perispore is continuous and of irregular thickness; its thin internal sublayer is clear and festooned (pi); its external wall is well developed and Patag⁺ with denser and more reactive patches. - C: Hymenium top. Paraphyses (par) whose vacuoles contain cavernous granules are longer than the asci and broader than hymenial hairs (ph) whose cytoplasm is dense.

Planche III - *Plectania melastoma* (Patag). - A: Partie supérieure de l'asque. Une couche d est présente et peu réactive. La couche c est amincie. Ces couches ne montrent pas de différenciations internes. La couche a est importante sous le périascus développé; plus bas elle se desquame. - B: Ascospore, vue d'ensemble. La périspore n'est développée que d'un seul côté de l'ascospore où elle est abondante et très réactive dans sa partie moyenne. Dans le sporoplasme les mitochondries sont abondantes. Dans la paroi de l'asque, le périascus et la couche a, desquamés, sont absents. - C: Détail de la paroi d'ascospore et d'asque. Dans l'ascospore la partie

moyenne de la périspore bien développée a une structure granuleuse dense. La périspore interne est mince et peu réactive. Noter la texture grossièrement granuleuse de pp3 (flèche). Dans la paroi de l'asque la couche a et le périascus sont desquamés.

Plate III. - *Plectania melastoma* (Patag). - A: Apical part of an ascus: a feebly reactive d layer is present. The thickness of the c layer decreases. No internal differentiation exists in these layers. Under the developed periascus the a layer is noticeable; it is desquamated downwards. - B: Ascospore, general view. The perispore, which is only present on one ascospore face, has a well developed and strongly reactive median part. There are many mitochondria in the sporoplasm. The desquamated periascus and a layer are missing. - C: Ascospore and ascus wall (detail). In the ascospore the median part of the perispore has a dense and granulous structure; the internal part of the perispore is thin and feebly reactive. Note the granular texture of pp3 (arrow). In the ascus the desquamated a layer and periascus are missing.

Planche IV. - *Urnula craterium* (Patag). - A: Sommet d'un asque en maturation. Dans la paroi latérale, qui est en partie desquamée (flèche), la couche d est absente. Elle est développée et un peu réactive, mais assez mince, dans le futur opercule où la couche c est amincie et réactive seulement dans sa partie la plus interne. Des globules lipidiques sont présents à la périphérie du sommet de l'épiplasma. Le gélif interascal est réactif. - B: Section du bord d'un opercule (où la couche d est mince) et d'une zone de déhiscence. - C: Détail de B. - D: Coupe d'une paroi ascosporale (à gauche) et d'une paroi ascale (à droite). La paroi ascosporale, d'inégale épaisseur, est constituée par la paroi propre bien développée contenant des granules réactifs, de tailles diverses, et par la mince paroi intermédiaire; il n'y a pas de périspore. La partie externe de la paroi ascale est desquamée.

Plate IV. - *Urnula craterium* (Patag). - A: Ascus top of a maturing ascus. In the lateral wall, which is in part desquamated, there is no d layer. In the opercular region, where this layer is developed but is relatively thin and feebly reactive, the c layer which is getting thinner is only reactive in a reduced internal part. Lipid globules are present in the external part of the top epiplasm. The interascal gelin is reactive. - B: Section of an operculum boundary (where the d layer is thin) and of a dehiscence zone. - C: Detail of B. - D: Section of a young ascospore wall (left) and of an ascus wall (right). The inequally thick ascospore wall is made of the well developed proper wall containing reactive granules of different size and of the intermediary wall. There is no perispore. The external part of the ascus wall is desquamated.

Planche V. - *Pseudoplectania nigrella* (Patag). - A: Apex d'asque avec une ascospore en maturation. La couche d de la paroi est développée mais mince; on y distingue une très fine zone médiane (base de d1), Patag⁺. La couche c est plus mince que dans la paroi latérale et sa partie la plus interne est aussi plus réactive. Le gélif périascal est formé de fines fibrilles transversales. Dans la partie périoperculaire du sommet de l'épiplasma, des globules cytoplasmiques sont présents. - B: Stade plus âgé que A. La couche d est lamellaire. Une zone de déhiscence claire est distincte. - C: Coupe un peu latérale d'un apex d'asque, peu avant la déhiscence. La zone de déhiscence, claire, est bien distincte dans la couche d. Dans la paroi ascosporale la paroi propre est subdivisée en trois sous-couches inégalement différenciées. - D: Paroi d'ascospore en maturation. L'endospore commence à se développer à l'extérieur de l'espace périplasmique clair. - E: Paroi d'ascospore mûre. A l'extérieur de l'espace périplasmique clair l'endospore est plus importante.

Plate V. - *Pseudoplectania nigrella* (Patag). - A: Ascus apex with a maturing ascospore. A thin d layer is present in the wall and contains a very thin Patag⁺ median zone (d1 base). The c layer is thinner than in the lateral wall and is also more reactive. Thin transversal fibrils are distinct in the periascal gelin. The lipid globules of the top epiplasm have ■ periopercular disposition. - B: Stage older than a. The d layer is lamellar. A clear dehiscence region is distinct. - C: Somewhat lateral section of an ascus apex before dehiscence time. In the d layer a clear dehiscence zone is distinct. In the ascospore wall three sublayers with unequal differentiation exist in the proper wall. - D: Ascospore wall. Outwards of the clear periplasmic space the endospore development begins. - E: Mature ascospore wall. Outwards of the clear periplasmic space the endospore is getting more important.

Planche VI - *Sarcosoma globosum* (Patag). - A: Apex d'asque avec ascospore encore jeune. La couche d de la paroi ascale n'est développée qu'au sommet de l'asque où elle est mince et réactive. La couche c est plus mince à l'apex. Un gélin périascal faiblement Patag⁺ est présent. La paroi ascospore est formée essentiellement par la paroi propre, un peu plus réactive en profondeur. La périspore, d'aspect grisâtre, est à peine développée. L'épiplasma contient des amas de glycogène passant à des vacuoles. - B: Même stade que A. Epiplasma avec ascospores encore jeunes, paroi d'asque et paraphyses. Dans la paroi d'asque, c1, peu réactive, est très mince; c2, bien développée, a un aspect clair; c3, est importante et réactive. Dans l'épiplasma, des amas de glycogène passent à des vacuoles; quelques globules lipidiques sont présents. - C: Sommets des paraphyses. Ils sont revêtus d'un très mince gélin réactif.

Plate VI - *Sarcosoma globosum* (Patag). - A: Ascus apex with a rather young ascospore. In the ascus wall the d layer is only developed at the ascus top where it is thin and reactive. The c layer is getting thinner towards the ascus apex. A feebly reactive periascal gelin is present. The ascospore wall is essentially made of the proper wall whose internal part is a little more reactive. The perispore which is poorly developed looks grey. Glycogen masses turning into vacuoles exist in the epiplasm. - B: Stage as A: epiplasm with rather young ascospores, ascus wall and paraphyses. In the ascus wall the c1 sublayer is very thin and poorly reactive; c2, well developed, has ■ clear aspect; c3 is important and reactive. In the epiplasm, glycogen masses turn into vacuoles; some lipid globules are present. - C: Paraphyse tops. They are covered with a very thin and reactif gelin.

Planche VII. - *Galiella rufa* (Patag). - A: Sommet d'asque. Il n'y a pas de couche d dans la paroi. L'épaisseur de la couche c est réduite à l'apex de l'asque où la sous-couche c3, amincie, devient fortement réactive, mimant la couche d des espèces des planches précédentes. - B: Asque déhiscence. L'opercule est mince. A la charnière de l'opercule la sous-couche c3 est épaissie et moins réactive (flèche).

Planche VII - *Galiella rufa* (Patag). - A: Ascus top. No d layer is observed in the ascus wall. The thickness of the c layer gets reduced at the ascus apex where the c3 sublayer gets thinner and strongly reactive miming so the d layer of the above mentioned species. - B: Dehiscent ascus. The operculum is thin. At the operculum joint the c3 sublayer is thick and feebly reactive (arrow).

Planche VIII. - *Galiella rufa* (Patag). - A: Paroi d'ascospore en maturation. Sous la périspore externe, un peu réactive et d'épaisseur irrégulière, la périspore interne est très mince et claire. La paroi intermédiaire, très mince, apparaît comme une zone sombre. La paroi propre, très épaissie, comporte 3 sous-couches d'épaisseur et de réactivité différentes. - B: Paroi d'ascospore mûre. La structure de la paroi pro-

pre est masquée par un abondant dépôt de fins granules Patag⁺, qui sont moins nombreux dans la partie externe de la paroi. - C: Sommet des paraphyses.

Plate VIII. - *Galiella rufa* (Patag). - A: Maturing ascospore wall. The external part of the perispore is feebly reactive and irregularly thickened. Below, the internal part of the perispore is very thin and clear. The intermediary wall, very thin, looks like a dark zone. The very thick proper wall consists in three sublayers whose thickness and reactivity differ. - B: Mature ascospore wall. An abundant deposition of small reactive granules hides the proper wall structure; these granules are not so numerous in the external part of the wall. - C: Paraphyse tops.

